

不同地被竹光响应曲线拟合及光合特性

雷 刚^{1,3,4}, 漆良华^{2,3,4*}

(1. 国际竹藤中心安徽太平试验中心, 太平 245712; 2. 国际竹藤中心, 北京 100102;

3. 安徽太平竹林生态定位观测研究站, 太平 245712;

4. 安徽太平竹林生态定位观测与种质资源保存长期科研基地, 太平 245712)

摘 要: 为研究不同地被竹的光合特性和环境适应性, 利用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数函数模型和直角双曲线修正模型对 3 个不同地被竹种光响应曲线进行拟合, 并对拟合光合参数进行分析, 还对不同地被竹的叶绿素和水分利用效率进行了比较分析。结果表明, 不同模型均具有较高的 R^2 值, 但大部分光合参数在不同模型间差异显著 ($P < 0.05$), 直角双曲线修正模型拟合得到的参数与观测值最为吻合; A_{\max} 在不同地被竹种中无明显差异, 但 α 和 R_d 值在铺地竹、菲黄竹、黄条金刚竹间依次下降, 而 I_s 和 I_c 的变化趋势则相反; 具有较强耐荫特征的铺地竹叶片中的总叶绿素和叶绿素 b 最高, 而在黄条金刚竹中最低。铺地竹还具有较高的水分利用效率, 显著高于 ($P < 0.05$) 黄条金刚竹和菲黄竹。以上结果可以为地被竹的引种栽培和园林应用提供科学依据。

关键词: 地被竹; 水分利用效率; 光响应曲线; 适应性

中图分类号: S795.9

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2019)04-0642-07

Photosynthesis-light response curve fitting and photosynthetic characteristics comparison of different ornamental dwarf bamboo resources

LEI Gang^{1,3,4}, QI Lianghua^{2,3,4}

(1. Taiping Testing Center, International Center for Bamboo and Rattan, Taiping 245712; 2. International Center for Bamboo and Rattan, Beijing 100102; 3. Anhui Taiping Bamboo Forest Ecological Research Location Observation Station, Taiping 245712; 4. Anhui Taiping Bamboo Forest Positioning Observation and Germplasm Resource Conservation National Permanent Scientific Research Base, Taiping 245712)

Abstract: To study the photosynthetic characteristics and environmental adaptability of different dwarf bamboo resources, the models of rectangular hyperbola, non-rectangular hyperbola, exponential function, and modified rectangular hyperbola were used to simulate the photosynthesis-light response curve of three different ornamental dwarf bamboos. After that, the photosynthetic parameters, chlorophyll and water use efficiency were analyzed. Results indicated that relative high R^2 values could be achieved using different models, while most photosynthetic parameters possessed significant difference ($P < 0.05$) among the different models, and the modified rectangular hyperbola model was most consistent with the measured value. Of the A_{\max} evaluated, significant difference was not detected among the different dwarf bamboos, while the values of α and R_d were significantly reduced along with the bamboo species of *Sasa argenteistriatus*, *Sasa auricoma*, and *Pleioblastus kongosanensis*. However, the values of I_s and I_c showed complete reverse variation patterns. It was also found that *S. argenteistriatus*, one of the relative high shade-tolerant dwarf bamboo, had the highest total chlorophyll content and the highest chlorophyll b, while these parameters were lowest in *P. kongosanensis*. Furthermore, *S. argenteistriatus* had the highest water use efficiency, and significantly higher than *P. kongosanensis* and *S. auricoma*. Overall, our results can provide some basis for the introduction, cultivation and landscape application of dwarf bamboo resources.

Key words: ornamental dwarf bamboos; water use efficiency; photosynthesis-light response curve; adaptability

收稿日期: 2019-03-07

基金项目: 国际竹藤中心基本科研业务费专项 (1632018026) 资助。

作者简介: 雷 刚, 助理实习员。E-mail: leigang@icbr.ac.cn

* 通信作者: 漆良华, 博士, 研究员。E-mail: qlh@icbr.ac.cn

光合作用是植物生长发育的物质和能量基础,因此长期受到科研工作者的关注,如通过光合特性来研究植物的物质生产、环境适应性等^[1-3]。而光合光响应模型(光响应曲线)是研究植物净光合速率与光合有效辐射之间关系的工具,对了解植物光化学过程中的光合效率非常重要^[4-5]。通过模拟光合光响应曲线可以估算不同条件下植物的表观量子效率、最大净光合速率、光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率等光合参数,进而研究植物对不同光环境的适应性及光照利用策略。

为了更加准确地模拟植物的光合光响应曲线,从 1905 年 Blackman 的线性模型到 2007 年叶子飘提出的直角双曲线修正模型,对模型的研究和应用一直在进行当中^[1]。目前,最常用的模拟植物光合光响应曲线的模型有直角双曲线模型^[6]、非直角双曲线模型^[7]、指数函数模型^[8]和直角双曲线修正模型^[9-10]。然而,对于不同物种,以上模型间的拟合效果和准确性存在明显差异,如对于栓皮栎(*Quercus variabilis*)^[1]、水稻(*Oryza sativa*)^[4]、甘薯(*Dioscorea esculenta*)^[11]、小叶杨(*Populus simonii*)^[12]等植物,直角双曲线修正模型能较准确模拟栓皮栎的光响应曲线,而刘国华等^[13]发现非直角双曲线模型模拟竹子的光合光响应曲线较准确。另外,大量研究已经表明,各模型与实测值间往往存在偏差,如直角双曲线和非直角双曲线模型拟合得到的最大净光合速率偏高,而光饱和点偏低;指数函数模型拟合得到的光补偿点偏高,而暗呼吸速率偏低^[1]。

地被竹是禾本科(Gramineae)竹亚科(Bambusoideae)中枝叶较密集、具有一定扩展能力且可迅速覆盖地面的低矮灌木型竹类植物,竹丛高度一般在 30~100 cm^[14-15]。常见的地被竹种有铺地竹(*Sasa argenteostriatus*)、菲白竹(*Sasa fortunei*)、菲黄竹(*Sasa auricoma*)、鹅毛竹(*Shibataea chinensis*)、箬竹(*Indocalamus tessellatus*)、黄条金刚竹(*Pleioblastus kongosanensis*)等,具有观秆、观叶、观丛等多种观赏价值,还可作为固坡护岸植物配置的良好选择,在园林绿化和护岸固土等方面具有重要的价值^[16-17]。其中,铺地竹、菲黄竹和黄条金刚竹等是原产于或在江浙沪皖地区具有长期栽培历史的地被竹种,目前对其相关的研究还不甚多。因此,本研究以这 3 个地被竹为对象,研究不同地被竹种间的光合特性和光合光响应曲线,探讨不同地被竹种的光适应性,以期为地被竹的经营管理和栽培引种提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试地概况及试剂

试验地位于国际竹藤中心安徽太平试验中心试验大田,其地理位置为北纬 30°16′、东经 118°05′,平均海拔 185 m。该地属于亚热带季风湿润气候,四季分明,雨量充沛,小气候特征显著。年平均气温 15.4℃,最热月平均气温 27.4℃,最冷月平均气温 2.8℃,无霜期达 220 d 左右。年均降水量 1 500~1 600 mm,多集中于春夏季。年均日照时数 1 648 h。本研究以 3 年生的铺地竹、菲黄竹和黄条金刚竹为试验材料。

1.2 叶绿素含量测定

从每个地被竹植株上的同一部位采集无病虫害的新鲜小叶,洗净、晾干、剪碎后称取 0.2 g 用丙酮-乙醇(V:V = 8:2)溶液浸提。避光保存过夜,待叶片变白后分别在 $\lambda = 663 \text{ nm}$ 和 $\lambda = 645 \text{ nm}$ 下测定吸光度,以丙酮-乙醇提取液为空白,每个竹种重复 3 次。

1.3 水分利用效率测定

测定叶绿素含量的同时,从 3 个地被竹中分别选取 5 株,再从每个植株中上部选取 1 片健康成熟叶来测定光合参数。测定时间为 2018 年 11 月中旬天气晴朗的上午 9:00—11:00,用 LI-6400XT 光合系统(LI-COR, Inc., Lincoln NE, USA)在自然光条件下测定。水分利用效率 = A_n/T_r ,其中 A_n 为净光合速率, T_r 为蒸腾速率^[1]。

1.4 光合光响应曲线的测定

从测定光合参数的地被竹 5 个植株中选取 3 株用于光合光响应曲线的测定,测定叶片与光合参数测定时相同。光合光响应曲线测定采用红蓝光源叶室,叶室温度控制在 $(20 \pm 0.5)^\circ\text{C}$, CO_2 浓度为 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,相对湿度为 $(40 \pm 5)\%$ 。本试验共设置 10 个不同的光强梯度,分别为 2 500、2 000、1 600、1 200、800、400、200、60、20 和 $0 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。测定时尽量保持叶片在植株原位,测定前用 $2 500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强对各竹种叶片进行 20 min 的光诱导,每个光强梯度下测定时间为 3 min^[18-19]。

1.5 光合光响应曲线的拟合

分别采用直角双曲线模型(RH)、非直角双曲线模型(NRH)、指数函数模型(EF)和直角双曲线修正模型(MRH)对以上 10 个不同光强梯度下的净光合速率值进行拟合,各模型的表达式如下:

(1) 直角双曲线模型^[6]。

$$A_n(I) = \frac{\alpha I A_{max}}{\alpha I + A_{max}} - R_d \quad (1)$$

式(1)中, A_n 为净光合速率; A_{max} 为最大净光合速率; I 为光强; α 为光合光响应曲线在 $I = 0$ 时斜率, 即光响应曲线的初始斜率, 又称初始量子效率; R_d 为暗呼吸速率。

(2) 非直角双曲线模型^[7]。

$$A_n(I) = \frac{\alpha I + A_{max} - \sqrt{(\alpha I + A_{max})^2 - 4\theta \alpha I A_{max}}}{2\theta} - R_d \quad (2)$$

式(2)中, A_n 、 A_{max} 、 I 、 α 和 R_d 的定义与式(1)中相同, θ 为曲线的曲率。

(3) 指数函数模型^[8,20]。

$$A_n(I) = A_{max} (1 - e^{-\alpha I / A_{max}}) - R_d \quad (3)$$

式(3)中, A_n 、 A_{max} 、 I 、 α 和 R_d 的定义与式(1)中相同。

(4) 直角双曲线修正模型^[9-10]。

$$A_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d \quad (4)$$

式(4)中, A_n 、 I 、 α 和 R_d 的定义与式(1)中相同, β 和 γ 为系数。

饱和光强 I_{sat} 为:

$$I_{sat} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma) / \beta} - 1}{\gamma} \quad (5)$$

最大净光合速率 A_{max} 为:

$$A_{max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d \quad (6)$$

1.6 数据处理

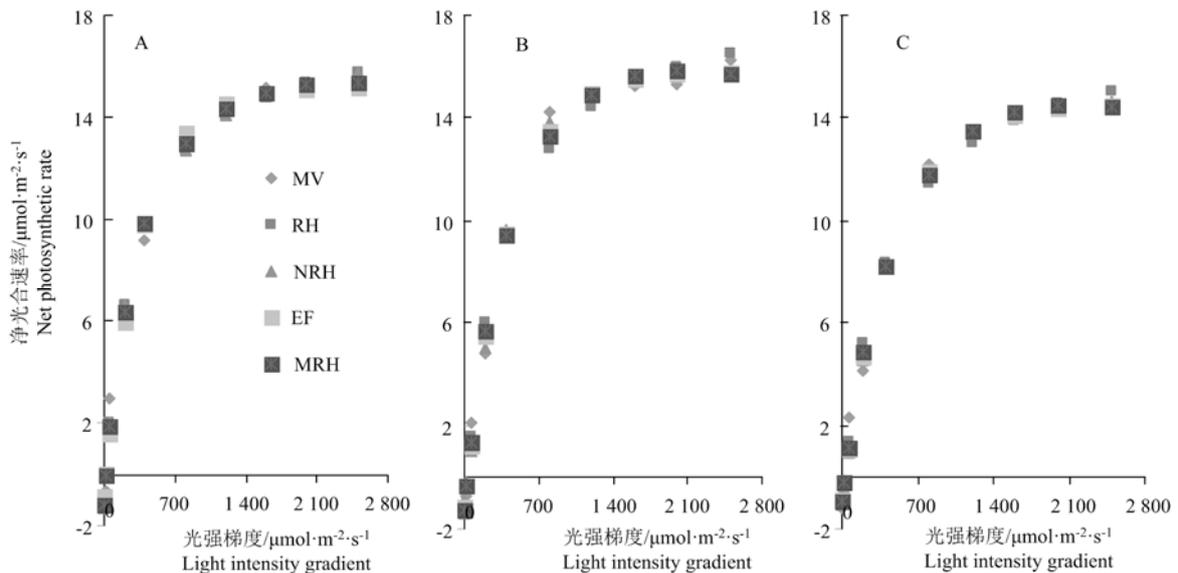
直角双曲线模型、非直角双曲线模型和指数函数模型使用最小残差平方院里拟合, 利用 SPSS 18.0 进行光响应曲线的非线性回归分析、数据的单因素方差分析和 Duncan 氏多重比较, 利用 Excel 2010 对试验数据进行初步处理并绘制图标。而直角双曲线修正模型通过光合计算(版本 4.1.1)来计算^[1]。

2 结果与分析

2.1 不同光合光响应曲线模型拟合参数的比较

本试验中, 铺地竹、菲黄竹和黄条金刚竹等 3 个地被竹在 10 个不同光照强度梯度下的田间观测值及在 4 个不同光响应曲线模型下的拟合值见图 1。进一步比较分析 4 个模型拟合得到的最大净光合速率 (A_{max})、光饱和点 (I_s) 等光合参数, 从而筛选出适合地被竹光合光响应曲线拟合的模型。

除用直角双曲线模型拟合菲黄竹光响应曲线外, 4 种光响应曲线模型拟合得到的 R^2 均大于 0.99, 显示出良好的拟合效果(表 1)。不同模型拟合得到的初始量子效率 (α) 存在显著差异, 其中直角双曲线模型拟合得到的 α 值最大, 且明显大于 ($P < 0.05$) 指数函数模型。另外, 模型拟合得到的光合参数因



A、B、C 分别代表铺地竹、菲黄竹和黄条金刚竹的光响应曲线; MV、RH、NRH、EF、MRH 分别表示观测值、直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数函数模型和直角双曲线修正模型

A, B and C represent the photosynthesis-light response curves of *S. argenteistriatus*, *S. auricoma*, and *P. kongosanensis*; MV, RH, NRH, EF, and MRH indicate measured values, rectangular hyperbola model, non-rectangular hyperbola model, exponential function model and modified rectangular hyperbola model

图 1 不同光强梯度下 3 个地被竹的光合速率观测值和 4 个光响应曲线模型下拟合值

Figure 1 The values of measured and fitted of three ornamental dwarf bamboo species under different light intensity gradients

表 1 不同地被竹光合光响应曲线特征参数
Table 1 Characteristic light parameters of three different species of ornamental dwarf bamboos

竹种 Bamboo species	模型 Model	α	$A_{\max}/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$I_s/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$I_c/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$R_d/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	R^2
铺地竹 <i>S. argenteistriatus</i>	RH	0.068 ^{cB}	19.0 ^{bA}	519.4 ^{aA}	21.4 ^{aA}	1.35 ^{bA}	0.994
	NRH	0.068 ^{cB}	19.0 ^{bA}	519.7 ^{aA}	21.4 ^{aA}	1.35 ^{bB}	0.994
	EF	0.042 ^{aA}	15.2 ^{aA}	476.6 ^{aA}	26.3 ^{bA}	1.05 ^{abA}	0.992
	MRH	0.059 ^{bB}	15.4 ^{aA}	2 090.3 ^{bA}	21.3 ^{aA}	1.19 ^{abA}	0.995
	MV	---	15.8 ^{aA}	1 890.0 ^{bA}	21.3 ^{aA}	0.79 ^{ab}	---
菲黄竹 <i>S. auricoma</i>	RH	0.059 ^{bAB}	20.5 ^{bA}	593.6 ^{ab}	26.5 ^{ab}	1.45 ^{cA}	0.989
	NRH	0.031 ^{aA}	17.2 ^{abA}	615.7 ^{ab}	27.0 ^{ab}	0.83 ^{aA}	0.995
	EF	0.039 ^{aA}	15.8 ^{aA}	514.5 ^{aAB}	28.3 ^{aA}	1.07 ^{bA}	0.994
	MRH	0.048 ^{abA}	15.9 ^{aA}	2 068.6 ^{bA}	27.2 ^{ab}	1.24 ^{bcA}	0.993
	MV	---	15.1 ^{aA}	1 680.0 ^{bA}	27.2 ^{ab}	0.84 ^{ab}	---
黄条金刚竹 <i>P. kongosanensis</i>	RH	0.048 ^{bA}	18.8 ^{cA}	633.3 ^{ab}	25.6 ^{ab}	1.15 ^{cA}	0.991
	NRH	0.029 ^{aA}	16.3 ^{bA}	649.9 ^{ab}	24.6 ^{aAB}	0.71 ^{aA}	0.993
	EF	0.032 ^{aA}	14.6 ^{aA}	559.4 ^{ab}	33.9 ^{bA}	1.06 ^{bA}	0.994
	MRH	0.039 ^{abA}	14.5 ^{aA}	2 140.3 ^{bA}	25.2 ^{ab}	0.93 ^{bA}	0.994
	MV	---	14.3 ^{aA}	1 840.0 ^{bA}	24.7 ^{aA}	0.65 ^{aA}	---

注: RH、NRH、EF、MRH、MV 的意义与图 1 中相同; α , 初始量子效率; A_{\max} , 最大净光合速率; I_s , 光饱和点; I_c , 光补偿点; R_d , 暗呼吸速率; R^2 , 决定系数; 同一列上的不同小写字母表示同一竹种在不同模型间的差异显著 ($P < 0.05$), 同一列上的不同大写字母表示同一模型在不同竹种间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: The meanings of RH, NRH, EF, MRH, and MV were the same with those in Figure 1; α , initial quantum efficiency; A_{\max} , maximum net photosynthetic rate; I_s , light saturation point; I_c , light compensation point; R_d , dark respiration; R^2 , determination coefficient; Different low letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$) among models of photosynthesis-light response curve, while different capital letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$) among dwarf bamboo species.

竹种而异, 如铺地竹用直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合的 α 值相等, 而对于菲黄竹和黄条金刚竹, 前者拟合得到的 α 值显著大于后者。对于最大净光合速率 (A_{\max}), 直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合得到的值要大于指数函数模型和直角双曲线修正模型, 后两个模型的 A_{\max} 值基本相等。直角双曲线修正模型拟合得到的光饱和点 (I_s) 明显大于其他 3 个模型拟合得到的值, 其值约为其他 3 个模型的 3.5~5.0 倍。除用指数函数拟合铺地竹和黄条金刚竹得到的光补偿点 (I_c) 显著大于其他 3 个模型外, 其他模型得到的 I_c 值均无显著差异。暗呼吸速率 (R_d) 的变化趋势与 A_{\max} 值基本一致, 但铺地竹 4 个模型间无显著差异。

通过比较观测值和拟合值, 可以发现指数函数模型和直角双曲线修正模型较适合 A_{\max} 的拟合, 与观测值间无显著差异, 而直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合得到的 A_{\max} 值大于实测值。而直角双曲线修正模型拟合得到的 I_s 与观测值较为接近, 二者间无显著差异。

除指数函数模型外, 其他 3 个模型都可用于模拟 I_c 值。 R_d 值均小于 4 个光响应模型模拟得到的拟

合值。

2.2 不同地被竹拟合参数的比较

由表 1 可知, 在各拟合参数中, 除 A_{\max} 在各地地被竹种间不存在显著差异, 其余参数均差异显著 ($P < 0.05$)。本研究所选取的 4 个光响应曲线模型拟合得到的 α 值均表现为铺地竹 > 菲黄竹 > 黄条金刚竹, 表明竹丛高度更加低矮的铺地竹和菲黄竹具有更高效的弱光利用能力。与 α 值刚好相反, I_s 值在铺地竹、菲黄竹和黄条金刚竹间依次减小。由直角双曲线模型、非直角双曲线模型和指数函数模型拟合得到的 I_s 值均表现为菲黄竹和黄条金刚竹明显大于铺地竹, 说明后两个地被竹种具有更高的强光利用能力。 I_c 反映植物对光强适应的下限, 其值在不同地被竹种间的变化趋势与 I_s 值基本一致, 表明具有较高 I_s 值的地被竹同时也具有较高的 I_c 值。 I_s 和 I_c 值也说明菲黄竹和黄条金刚竹具有阳性竹种的特征, 而铺地竹具有耐荫竹种的特征。由非直角双曲线模型拟合得到的和实际测得的 R_d 值均为铺地竹显著大于菲黄竹和黄条金刚竹, 这也表明在试验地条件下, 铺地竹具有更高的光合产物消耗速率。

总之, 各光合参数在不同地被竹种间的差异表

明, 不同地被竹对光照条件的适应性或要求是不同的。虽然潜在的最大净光合速率在地被竹种间无显著差异, 但菲黄竹和黄条金刚竹对光照的适应范围

更大, 更具阳性竹种的特征。另外, 铺地竹对弱光的利用效率更高, 表现出对弱光环境更强适应能力。

表 2 不同地被竹光合叶绿素含量

Table 2 The chlorophyll contents in different dwarf bamboo species

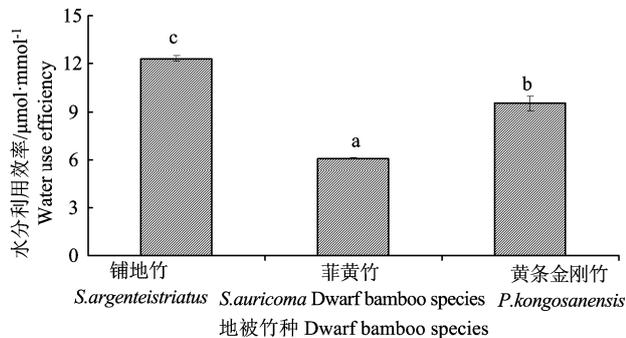
竹种 Bamboo species	叶绿素 a (mg·g ⁻¹) Chlorophyll a	叶绿素 b (mg·g ⁻¹) Chlorophyll b	总叶绿素(mg·g ⁻¹) Total chlorophyll	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b
铺地竹 <i>S. argenteistriatus</i>	1.47 ± 0.24 ^b	0.61 ± 0.02 ^b	2.08 ± 0.25 ^c	2.40 ± 0.20 ^a
菲黄竹 <i>S. auricoma</i>	1.27 ± 0.01 ^b	0.51 ± 0.02 ^b	1.78 ± 0.03 ^b	2.51 ± 0.07 ^a
黄条金刚竹 <i>P. kongosanensis</i>	0.93 ± 0.31 ^a	0.28 ± 0.07 ^a	1.21 ± 0.38 ^a	3.31 ± 0.22 ^b

注: 同一列上的不同字母表示不同竹种间的差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: The different letters in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$) among dwarf bamboo species.

2.3 不同地被竹光合叶绿素含量和水分利用效率的变异

为了进一步探索不同地被竹种的环境适应性, 我们测定了铺地竹、菲黄竹和黄条金刚竹的叶绿素含量和水分利用效率。结果(表 2)显示, 叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和叶绿素 a/b 在不同竹种间差异显著 ($P < 0.05$)。具体表现为叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量在铺地竹中最大, 而在黄条金刚竹中最小。叶绿素 a/b 则在 3 个地被竹种间呈现相反的变化趋势。光合叶绿素是植物进行光合作用的色素物质, 其含量及比例能反映绿色植物对光环境的适应特征。本试验中, 不同地被竹种叶绿素含量及比例的差异说明它们对光照的要求存在差异。



不同字母表示不同竹种间的差异显著 ($P < 0.05$)

The different letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among dwarf bamboo species

图 2 不同地被竹的水分利用效率

Figure 2 The water use efficiency of different dwarf bamboo species

水分利用是表征植物制造单位重量干物质所消耗水分的指标。如图 2 所示, 3 个不同地被竹的水分利用效率存在明显差异 ($P < 0.05$), 其中铺地竹的水分利用率最大, 达 12.32 μmol·mmol⁻¹, 其后依次为

黄条金刚竹 (9.52 μmol·mmol⁻¹) 和菲黄竹 (6.12 μmol·mmol⁻¹)。

3 讨论与结论

在植物的光合曲线模拟研究中, 拟合模型的选择十分重要, 因为不同模型拟合得到的光合参数间往往存在明显差异, 对拟合结果准确性有重要影响, 这一结果也在不同物种应用当中得到了证实^[12-13]。直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数函数模型、直角双曲线修正模型是几种较为常用的光合光响应经验模型。但前 3 种模型由于不涉及植物光合作用原初反应、电子传递等过程, 且无法模拟光抑制部分的光响应曲线, 不能直接计算光饱和点^[4]。众多的研究已经表明, 与实测值相比, 直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合得到的最大净光合速率偏高, 而光饱和点偏低; 指数函数拟合得到的光补偿点偏高, 而暗呼吸速率偏低; 而直角双曲线修正模型拟合得到的各项光合参数与实测值则具有较好的一致性^[4,21-23]。本研究结果也证实了以上其他物种中得到的结论。另一方面, 不同的物种往往有其适用的光响应曲线模型, 如冷寒冰等发现荷花利用直角双曲线修正模型拟合的参数值偏离实测值最小^[21]。国外为克服直角双曲线模型在冬小麦适用性差的问题, 在该模型基础上引入了一个新的参数, 在后续研究中表现出良好的符合度^[9]。为了确立不同植物所适合的光响应模型, 已经有部分学者进行了初步研究。段爱国等根据高光强下植物净光合速率的变化趋势将植物划分为饱和趋近型、弱度抑制性和强度抑制型, 并指出直角双曲线修正模型仅适用于光抑制情形^[22]。本研究中的 3 个地被竹种, 随光照不断增大, 净光合速率未发生下降趋势(图 1), 按上述方法划分它们属于饱和趋近型。然而, 我们

的拟合结果显示, 直角双曲线修正模型得到的参数与实测值最为接近, 这也证实了其他之前的许多研究结果^[4, 23-24]。因此, 对于不同光响应模型的适用范围还需进行更加深入的研究。

另外, 对于同一物种, 不同的生长环境也会对模型的选择产生影响。已经有相当多的研究发现, 氮添加^[25]、CO₂和温度变化^[26-27]、水分胁迫^[28]、盐胁迫^[29]等都会引起植物光响应曲线发生改变。因此, 在光响应研究中, 模型的选择不仅因物种而异, 而且环境因子也需加以考虑。不同模型在光响应拟合过程中的不确定性提示我们, 光响应模型还有待从光合机理方面进行深入^[1]。总之, 在本研究所选取的 4 个光响应拟合模型中, 直角双曲线修正模型与观测值最为接近, 基本能保证地被竹光响应曲线参数估计的准确性。

在确定合适的光响应曲线模型的基础上, 我们还发现在同一模型下, 不同地被竹种的光合参数也存在差异, 即不同地被竹对光环境的适应能力存在差异。本文所研究的 3 个地被竹在净光合速率上并不存在明显差异, 这反映它们在具有较为接近的光合潜力。但光饱和点 (I_s) 和光补偿点 (I_c) 在 3 个竹种中差异明显, 说明相较于铺地竹, 菲黄竹和黄条金刚竹具有阳性竹种的特征。初始量子效率 (α) 的变化与 I_s 和 I_c 相反, 即铺地竹比其他两个地被竹具有更高的弱光利用能力, 这进一步证明铺地竹具有更强的耐荫性。一般而言, 与黄条金刚竹相比, 铺地竹具有更矮的竹秆高度, 在自然界或园林中往往处在林冠最下层^[30], 这可能是其具有较强弱光利用效率的原因, 但还需通过更加系统地加以研究。另外, 在铺地竹、菲黄竹和黄条金刚竹中, 总叶绿素含量和叶绿素 b 的比例依次降低, 这也解释了为什么铺地竹具有更高的弱光利用效率。在弱光环境下, 植物往往会增加叶绿素 b 在叶片中的比例, 以此来提高对短波辐射的吸收利用效率^[31]。叶片带有黄白条纹的菲黄竹和黄条金刚竹的总叶绿素含量虽然明显低于铺地竹 (表 2), 但 3 个地被竹的潜在最大净光合速率并无显著差异 ($P > 0.05$, 表 1), 这可以反映菲黄竹和黄条金刚竹的叶光和系统具有较高的光合效率。除光环境外, 3 种地被竹对水分的适应能力也存在差异 (图 2)。本研究中, 铺地竹的水分利用效率最高, 其后依次为黄条金刚竹和菲黄竹, 这说明铺地竹不仅具有较强的耐荫性, 同时也具有较强的耐旱性。但据我们了解, 目前还没有地被竹水分利用效率相关的研究和报道。

本试验所选取的 4 个光合光响应曲线模型拟合

得到的光合参数 (除 A_{\max} 外) 均具有显著差异 ($P < 0.05$), 其中直角双曲线修正模型拟合的光合参数与观测值最为接近, 可以较为准确拟合地被竹光合光响应曲线。通过比较分析 3 个地被竹的各光合参数, 发现尽管不同地被竹的光合潜力无明显差异, 但通过 I_s 、 I_c 、 α 和叶绿素含量和比例发现铺地竹具有更强的耐荫性特征, 而菲黄竹和黄条金刚竹则具有部分阳性竹的特征。另外, 铺地竹还具有最高的水分利用效率。以上研究结果说明, 铺地竹与其他两个地被竹种相比, 具有更广泛的环境适应能力。本试验可以为地被竹的引种栽培和在园林上的应用提供科学依据。

参考文献:

- [1] 邓云鹏, 雷静品, 潘磊, 等. 不同种源栓皮栎光响应曲线的模型拟合及参数比较[J]. 生态学杂志, 2016, 35(2): 387-394.
- [2] 李理渊, 李俊, 同小娟, 等. 不同光环境下栓皮栎和刺槐叶片光合光响应模拟[J]. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2295-2306.
- [3] DENG B, SHANG X L, FANG S Z, et al. Integrated effects of light intensity and fertilization on growth and flavonoid accumulation in *Cyclocarya paliurus* [J]. J Agric Food Chem, 2012, 60(25): 6286-6292.
- [4] 闫小红, 尹建华, 段世华, 等. 四种水稻品种的光合光响应曲线及其模型拟合[J]. 生态学杂志, 2013, 32(3): 604-610.
- [5] ROBERT E S, MARK A, JOHN S B. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis [J]. Plant Physiol, 1984, 75: 95-101.
- [6] KIRSCHBAUM M U F, FARQUHAR G D. Investigation of the CO₂ dependence of quantum yield and respiration in *Eucalyptus pauciflora* [J]. Plant Physiol, 1987, 83: 1032-1036.
- [7] THORNLEY J H M. Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen [J]. Ann Bot, 1998, 81(3): 421-430.
- [8] PRADO C H B A, DE MORAES J A P V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions [J]. Photosynthetica, 1997, 33: 103-112.
- [9] YE Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637-640.
- [10] 叶子飘, 康华靖. 植物光响应修正模型中系数的生物学意义研究[J]. 扬州大学学报 (农业与生命科学版), 2012, 32(2): 51-57.
- [11] 李国良, 林赵淼, 许泳清, 等. 不同类型甘薯光合光响应曲线拟合及比较分析[J]. 福建农业学报, 2018, 33(7): 687-690.
- [12] 李晓宇, 韩丹, 王敏. 小叶杨的光响应曲线及其模型拟合[J]. 湖南林业科技, 2018, 45(4): 40-44.
- [13] 刘国华, 王福升, 丁雨龙, 等. 4 种地被竹光合作用日变

- 化及光合光响应曲线[J]. 福建林学院学报, 2009, 29(3): 258-263.
- [14] 史军义, 易同培, 马丽莎, 等. 园林地被竹及其开发利用[J]. 四川林业科技, 2006, 27(6): 95-100.
- [15] 范卓敏, 翟敬宇, 曹振起, 等. 紫竹院公园地被竹种类及园林应用[J]. 世界竹藤通讯, 2011, 9(3): 12-17.
- [16] 邹帆, 张万荣, 冯儒飞, 等. 地被观赏竹在植物型护岸中的应用前景[J]. 山西建筑, 2017, 43(4): 215-216.
- [17] 刘国华, 王福升, 丁雨龙, 等. 4种地被竹根系分布特征及其力学性质[J]. 林业科技开发, 2011, 25(6): 20-23.
- [18] 李伟成, 王树东, 钟哲科, 等. 几种经验模型在丛生竹光响应曲线拟合中的应用[J]. 竹子研究汇刊, 2009, 28(3): 20-24.
- [19] 杨世琼, 杨再强, 蔡霞, 等. 高温高湿胁迫下设施番茄光响应曲线的拟合[J]. 生态学杂志, 2018, 37(7): 2003-2012.
- [20] BASSMAN J H, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. Deltoides* clones [J]. *Tree Physiol*, 1991, 8: 145-159.
- [21] 冷寒冰, 秦俊, 叶康, 等. 不同光照环境下荷花叶片光合光响应模型比较[J]. 应用生态学报, 2014, 25(10): 2855-2860.
- [22] 段爱国, 张建国. 光合作用光响应曲线模型选择及低光强属性界定[J]. 林业科学研究, 2009, 22(6): 765-771.
- [23] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型比较[J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [24] 雷声坤, 王玉杰, 王云琦, 等. 缙云山三种典型阔叶树光合生理特性研究[J]. 水土保持研究, 2012, 19(2): 189-194, 200.
- [25] 张蕊, 王艺, 金国庆, 等. 氮沉降模拟对不同种源木荷幼苗叶片生理及光合特性的影响[J]. 林业科学研究, 2013, 26(2): 207-213.
- [26] 周玉梅, 韩士杰, 张军辉, 等. 不同 CO₂ 浓度下长白山3种树木幼苗的光合特性[J]. 应用生态学报, 2002, 13(1): 41-44.
- [27] 郑益兴, 彭兴民, 张燕平, 等. 印楝不同种源对温度变化的光合生理生态响应[J]. 林业科学研究, 2008, 21(2): 131-138.
- [28] 刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 等. 土壤淹水条件下香附子光响应过程的模型比较[J]. 西北林学院学报, 2014, 29(4): 40-45.
- [29] 孙景宽, 陆兆华, 夏江宝, 等. 盐胁迫对二色补血草光合生理生态特性的影响[J]. 西北植物学报, 2013, 33(5): 992-997.
- [30] 刘国华. 4种地被竹生态学特性及其固土功能研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2008.
- [31] 邓波. 环境和基因型对青钱柳生长和次生代谢产物积累的影响[D]. 南京: 南京林业大学, 2015.